

Respuesta plástica a la luz y al agua en cuatro especies mediterráneas del género *Quercus* (Fagaceae)

Plastic response to light and water in four Mediterranean *Quercus* species (Fagaceae)

JOSÉ L. QUERO^{1,2,4,*}, RAFAEL VILLAR², TEODORO MARAÑÓN³, ANA MURILLO² & REGINO ZAMORA¹

¹ Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Avenida Fuentenueva s/n, 18071 Granada, España

² Área de Ecología, Edificio "Celestino Mutis", Campus de Rabanales, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España

³ IRNAS, CSIC, Avenida Reina Mercedes 10, 41012 Sevilla, España

⁴ Dirección actual: Forest Ecology and Forest Management Group, Centre for Ecosystem Studies, Wageningen University, P.O. Box 47, 6700 AA Wageningen, The Netherlands

*e-mail para correspondencia: jose.queroperez@wur.nl

RESUMEN

La luz y el agua son dos de los principales factores que regulan el crecimiento y la supervivencia de las plantas leñosas mediterráneas. El objetivo de este estudio es conocer el nivel de respuesta plástica de plántulas de cuatro especies de *Quercus* a tratamientos de sombra y sequía. Además queremos evaluar qué variables son más plásticas a uno u otro factor, y probar la hipótesis de que los rasgos fisiológicos son más plásticos que los rasgos estructurales. Se cultivaron en condiciones controladas plántulas de *Quercus ilex* subsp. *ballota*, *Q. suber*, *Q. pyrenaica* y *Q. canariensis* en tres tratamientos de luz (100, 27 y 3 % de luz incidente) y con agua abundante. A partir de mediados de primavera, a la mitad de las plántulas se les suprimió el agua, de forma que recibieron dos tratamientos de agua (riego versus no riego) dentro de cada tratamiento de luz. Se analizaron distintos rasgos fisiológicos como la tasa de fotosíntesis y respiración, el punto de compensación y de saturación a la luz, la conductancia estomática, la eficiencia en el uso del agua y de nitrógeno y la eficiencia fotosintética a la luz. También se estudiaron distintos rasgos morfológicos o estructurales, como el área foliar, el área específica foliar, las concentraciones foliares de N y C, y un índice de clorofila. En general, la respuesta plástica de las variables estructurales al factor agua fue muy baja, mientras que la respuesta de las fisiológicas fue relativamente alta. Con la luz, no se detectaron diferencias significativas en la respuesta plástica entre las variables estructurales y fisiológicas. En estas especies de *Quercus* mediterráneas, la mayor respuesta plástica a la luz podría estar ligada con una estrategia de tolerancia a la sombra, mientras que la baja respuesta plástica al agua (i.e., canalización) respondería a una estrategia de tolerancia a la sequía, indicando que la tolerancia a bajos niveles de recursos puede ser alcanzada mediante diferentes estrategias.

Palabras clave: área específica foliar, WUE, NUE, fotosíntesis, sequía.

ABSTRACT

Light and water availability are two of the main factors that regulate growth and survival of Mediterranean woody plants. The objective of this study is to investigate the plastic response of seedlings of four Mediterranean *Quercus* species to these factors, as well as to determine what traits are more plastic to one or another factor. Our hypothesis was that physiological variables are more plastic than structural variables. We cultivated in controlled conditions seedlings of *Quercus ilex* ssp. *ballota*, *Q. suber*, *Q. pyrenaica* and *Q. canariensis* in three treatments of light (100, 27 and 3 % of incident light) and with abundant water. On late spring, watering was stopped for half of the seedlings, so there were two water treatments (irrigation versus no-irrigation) within each treatment of light. Several physiological traits were studied: photosynthetic and respiration rate, light compensation and saturation points, stomatal conductance, water use and nitrogen use efficiency. We also evaluated different structural traits were studied such as leaf area, specific leaf area, leaf nitrogen and carbon concentrations, and a chlorophyll index. Changes in water availability induced low plastic responses of structural traits, whereas responses of physiological traits were relatively higher. On the other hand, there were not significant differences in the plastic response of structural or physiological traits to changes in light availability. In these Mediterranean oak species, the higher response to light could be linked to a shade tolerance strategy and the low response to water (i.e., canalization) could be related to drought tolerant strategy, thus indicating that tolerance to low-resources may be attained through different strategies.

Key words: drought, NUE, photosynthesis, specific leaf area, WUE.

INTRODUCCIÓN

Se puede definir la plasticidad como la capacidad de un organismo para variar morfológica, fisiológica o etológicamente en respuesta a cambios del ambiente (Lincoln et al. 1982). La plasticidad de las plantas a los distintos factores ambientales como la luz (Valladares et al. 2003) y el agua (Corcuera et al. 2004) parece estar relacionada con su crecimiento, supervivencia y distribución (Sultan 2001). Dada la especial relevancia de la plasticidad, se ha estudiado en multitud de organismos como líquenes (Pintado et al. 1997), herbáceas (Urbas & Zobel 2000), arbustos (Balaguer et al. 2001) y árboles (Kerr 2004). En estos y otros trabajos se ha cuantificado la plasticidad de los organismos atendiendo a diferentes variables abióticas como la luz, el agua, los nutrientes o incluso, de forma más genérica, a la heterogeneidad ambiental (Gianoli 2004). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han centrado en plasticidad frente a un solo factor (Valladares et al. 2007), aunque recientemente se aprecia un mayor interés en los estudios combinando varios factores (Sultan et al. 1998, Gianoli et al. 2007, Maestre et al. 2007).

La plasticidad ha sido medida en multitud de rasgos diferentes de la planta, tanto a nivel de hoja (i.e., área específica foliar, tasa de fotosíntesis, fluorescencia de la clorofila; Valladares et al. 2000, Quero et al. 2006) como a nivel de individuo (i.e., distribución de biomasa, arquitectura; Sánchez-Gómez et al. 2006, Maestre et al. 2007). Sin embargo, no se ha prestado merecida atención a la plasticidad diferencial que puede existir entre especies y según el tipo de rasgos, cuando se combinan varios factores. Por ejemplo, Valladares et al. (2000) estudiaron la plasticidad sobre diferentes rasgos foliares de dos especies leñosas mediterráneas sometidas a dos niveles de luz y nutrientes; obtuvieron interesantes conclusiones sobre el valor adaptativo de una baja plasticidad, sin embargo no se discutió la plasticidad diferencial entre los distintos tipos de rasgos. El presente estudio pretende abordar este tema. Para ello, se han estudiado cuatro especies de *Quercus* (familia Fagaceae), que poseen un interés especial añadido por su diferente estrategia foliar (perennifolia frente a caducifolia) así como por su distribución en

hábitats contrastantes del sur de la Península Ibérica (Urbiet 2008). La importancia de la longevidad foliar y su relación con otros rasgos de la hoja es bien conocida (Reich et al. 1992, 1997, Villar et al. 1995). Por ejemplo, una tendencia general es que las especies caducifolias tienen una mayor velocidad de crecimiento (RGR) que las perennifolias (Cornelissen et al. 1996, Ruiz-Robledo & Villar 2005). Sin embargo, en términos de respuesta plástica, las posibles diferencias ligadas a la estrategia foliar de las especies no han sido evaluadas para combinaciones de uno o más factores, al menos en especies leñosas mediterráneas.

En un artículo previo (Quero et al. 2006), se presentan los efectos de la sombra y la sequía, y sus interacciones, sobre variables estructurales y fisiológicas a nivel de hoja, para las cuatro especies de *Quercus*, dos caducifolias y dos perennifolias. En el presente trabajo, reanalizamos los datos del experimento y nos centramos en la respuesta plástica a la luz y al agua de estas mismas variables bajo la hipótesis general de que los rasgos fisiológicos son más plásticos que los rasgos estructurales. Además se aplica el nuevo índice de plasticidad RDPI_s (del inglés Relative Distance Plasticity Index, desarrollado por Valladares et al. 2006) que permite hacer comparaciones estadísticas en la respuesta plástica entre las cuatro especies y los dos hábitos foliares. Los objetivos específicos del estudio son (i) cuantificar el nivel de la respuesta plástica a los cambios en la disponibilidad de luz y agua en las cuatro especies del género *Quercus* y en las dos estrategias de longevidad foliar (ii) comparar los diferentes rasgos según su nivel de respuesta plástica respecto a los cambios de luz y a los cambios de agua, y (iii) comparar la respuesta plástica de los rasgos, separando los estructurales respecto a los fisiológicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de especies y zonas de procedencia

Se han seleccionado para este estudio cuatro especies de *Quercus* del sur de la Península Ibérica (véanse aspectos generales de su ecología y distribución en Blanco-Castro et al. 2005). La encina o carrasca [*Quercus ilex*

subsp. *ballota* (Desf.) Samp.] es perennifolia y está distribuida por casi toda la Península Ibérica; por ejemplo, en Andalucía (sur de España) se presenta en el 51,1 % de los inventarios forestales del IFN2 (Segundo Inventario Forestal Nacional). Manifiesta un “temperamento ecológico de una gran plasticidad”, con una buena capacidad de adaptación a las condiciones cambiantes y adversas del medio; es muy resistente a las acciones humanas (como talas y fuegos) y tiene facilidad para rebrotar de cepa, raíz y tronco (Blanco-Castro et al. 2005). El alcornoque, *Q. suber* L., es también perennifolio y muy común, aunque con menor distribución (15,9 % de los inventarios forestales de Andalucía). Tiende a evitar las zonas más frías y continentales, y en general los sustratos calcáreos; requiere un clima suave de tendencia oceánica, con una humedad relativa elevada (65-80 %). Debido al interés económico del corcho (capa externa de la corteza del tronco que se extrae cada 9-10 años) se ha favorecido

su distribución durante el último siglo (Urbieto et al. 2004, Urbieto 2008). El quejigo o roble andaluz, *Q. canariensis* Willd., es marcescente o semicaducifolio. Tiene una distribución muy localizada (2,4 % de los inventarios forestales en Andalucía), estando restringido a sustratos ácidos o básicos descarboxatados, y con abundante disponibilidad de agua. El melojo, *Q. pyrenaica* Willd., también es marcescente; se distribuye por las montañas del NO de la Península Ibérica, en la transición entre el clima atlántico y el mediterráneo, mientras que en el sur es relativamente escaso (solo en 0,4 % de los inventarios forestales en Andalucía). Predomina sobre sustratos ácidos, soporta bien la continentalidad, pero requiere cierta humedad durante la estación seca (mínimo de 100-200 mm durante el verano). En la Fig. 1 se han representado los valores de precipitación anual correspondiente a las localidades donde se presentan las cuatro especies de *Quercus* en Andalucía (a partir de datos de Urbieto 2008).

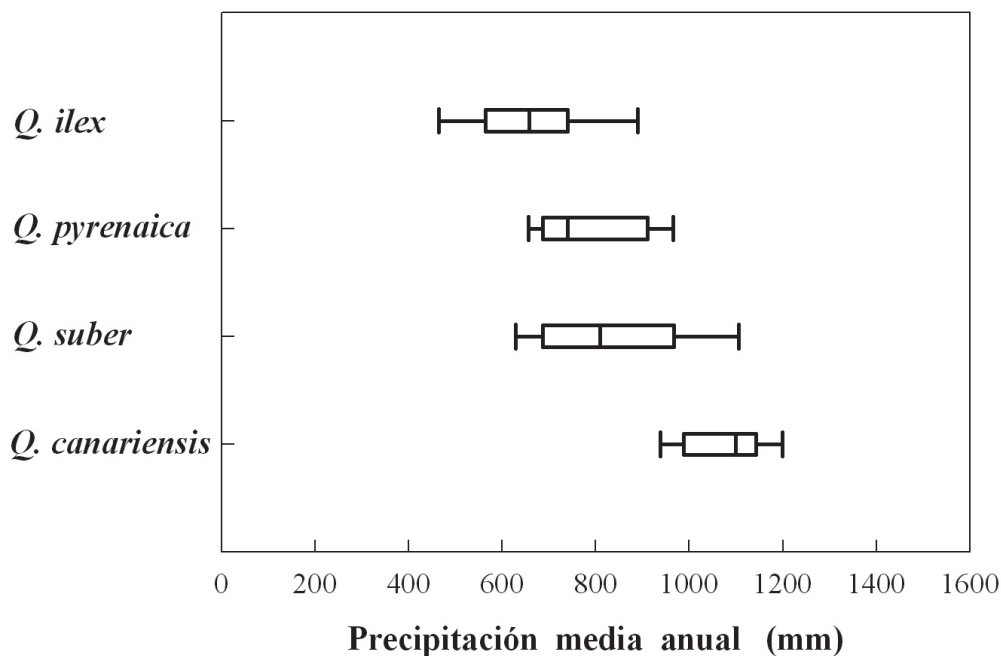


Fig. 1: Diagramas de caja (Mediana, cuartiles Q1 y Q3 como extremos de la caja, y percentiles P10 y P90 en las barras) indicando los valores de precipitación donde se distribuyen las cuatro especies de *Quercus* en el sur de España. Tomado de Urbieto (2008).

Box-plots (Median, quartiles Q1 and Q3 at box boundaries, and percentiles P10 and P90 at whiskers) showing precipitation values where four *Quercus* species are distributed in southern Spain. From Urbieto (2008).

Las semillas se recogieron en tres zonas de procedencia donde se han realizado paralelamente experimentos de campo sobre la regeneración natural de las cuatro especies (Quero et al. 2003, Marañón et al. 2004, Gómez-Aparicio et al. en prensa). Dentro del ambiente mediterráneo las tres zonas presentan aspectos diferenciales (Tabla 1). En Sierra Nevada (origen de las semillas de *Q. ilex*), las condiciones son de montaña media con inviernos más fríos. Las encinas (*Q. ilex*) predominan en zonas de baja altitud, frente a los melojares (*Q. pyrenaica*) que ocupan zonas a mayor altitud (Blanco-Castro et al. 2005). La Sierra del Aljibe (origen de las semillas de *Q. suber* y *Q.*

canariensis) está más próxima a la costa, es más húmeda y con menores oscilaciones térmicas. Las dos especies –*Q. suber* y *Q. canariensis*– coexisten, dominando el quejigo en las vaguadas y fondos de valles y arroyos (Urbietta 2008). La Sierra de Cardeña (origen de las semillas de *Q. pyrenaica*) está más al interior y presenta el mayor déficit hídrico anual. La encina (*Q. ilex*) es la especie arbórea mejor representada ocupando gran parte de este espacio natural, seguida del alcornoque (*Q. suber*) y el melojo (*Q. pyrenaica*) (Quero 2007), quedando este último relegado a zonas donde la precipitación media anual supera localmente los 730 mm (Castillo & Castillo 2004).

TABLA 1

Resumen de las características principales de las tres zonas de estudio donde se recogieron las semillas de *Quercus* para el experimento: Sierra Nevada (*Q. ilex*), Sierra del Aljibe (*Q. suber* y *Q. canariensis*) y Sierra de Cardeña (*Q. pyrenaica*). Datos climáticos tomados de Urbietta (2008)

Summary of main characteristics of the three study sites where seeds of *Quercus* species were collected for the experiment: Sierra Nevada (*Q. ilex*), Sierra del Aljibe (*Q. suber* and *Q. canariensis*) and Sierra de Cardeña (*Q. pyrenaica*). Climate data from Urbietta (2008)

Característica	Zona de procedencia de las semillas		
	Sierra Nevada (Granada)	Sierra del Aljibe (Málaga)	Sierra de Cardeña (Córdoba)
Latitud	35°55'00'' N	36°31'54'' N	38°14'9'' N
Longitud	3°02'00'' O	5°34'29'' O	4°21'55'' O
Altitud (m)	1.650	530	689
Sustrato geológico predominante	Caliza	Arenisca	Granito
Vegetación arbórea dominante	Mosaico con bosquetes de <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Q. ilex</i> y <i>Q. pyrenaica</i>	Bosque mixto de <i>Q. suber</i> y <i>Q. canariensis</i>	Formaciones adhesadas de <i>Quercus</i> Reforestaciones de <i>Pinus</i>
Precipitación anual (mm)	840	1.087	717
Precipitación de verano (mm)	43	19	41
Radiación anual (kwh m ⁻²)	4	4	4
Temperatura media anual (°C)	12	14	15
Temperatura media del mes más frío (°C)	2	9	7
Temperatura media del mes más cálido (°C)	20	24	26
Oscilación térmica (°C)	18	15	19
Evapotranspiración anual total (mm)	591	791	804
Déficit hídrico anual (mm)	337	417	475
Duración de la sequía (meses)	5	5	5

Condiciones de crecimiento

El experimento se llevó a cabo en los invernaderos de la Universidad de Córdoba, España (37°51' N, 4°48' W y 100 m. de altitud) bajo condiciones controladas de temperatura, luz y agua. En el otoño-invierno de 2002-2003 se recolectaron bellotas de las cuatro especies de *Quercus* en las tres zonas de procedencia descritas anteriormente (Tabla 1). Para cada especie se sembraron 16 bellotas en las seis combinaciones de tratamientos, tres niveles de luz y dos niveles de agua (ver explicación más abajo). Las bellotas procedían de aproximadamente 10 árboles integrantes de la misma población siendo seleccionadas aquellas de aspecto más sano. Aunque había diferencias entre especies en el peso inicial de las bellotas ($F_{3, 109} = 36,69$; $P < 0,001$; $Q. \textit{suber} > Q. \textit{pyrenaica} = Q. \textit{canariensis} > Q. \textit{ilex}$), este no fue distinto a lo largo de los tratamientos de luz y agua dentro de cada especie (falta de interacción especie x tratamiento luz x tratamiento agua, $F_{6, 109} = 0,66$; $P > 0,05$). Las siembras se llevaron a cabo en macetas individuales de PVC de 11 cm de diámetro y 50 cm de altura (para evitar en la medida de lo posible la interferencia del crecimiento radicular). Una vez germinadas y emergidas, las plántulas fueron sometidas a tres niveles de luz: (1) tratamiento "luz" en el que recibían el 100 % de la luz disponible dentro del invernadero; (2) tratamiento "sombra" en el que las plántulas se cubrían con una malla verde y recibían el 27 % de la luz incidente; y (3) tratamiento "sombra profunda" en el que las plántulas se cubrían con una malla más densa y solo recibían el 3 % de la luz incidente. Los valores medios \pm la desviación estándar de la radiación fotosintéticamente activa, medida con EMS7 (canopy transmission meter, PP-systems, United Kingdom) el 28 de mayo de 2003 a mediodía solar, en cada tratamiento de luz fueron 760 ± 424 (en luz), 187 ± 76 (en sombra) y 23 ± 5 (en sombra profunda), expresados en $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Al principio del experimento las macetas fueron regadas semanalmente. Una vez emergidas las plántulas y después de 4 meses de crecimiento, se instaló un sistema de riego por goteo en la mitad de las macetas (tratamiento "riego") mientras la otra mitad no

fue regada hasta el final del experimento 2,5 meses después (tratamiento "no riego"). De este modo, los tratamientos simulaban una típica situación de sequía estival en el ambiente mediterráneo. Los valores medios \pm desviación estándar de la humedad del suelo (en contenido volumétrico) medidos con una sonda TDR (modelo 100, Spectrum Technologies, Inc.) en julio del 2003 fueron de $13,20 \pm 1,65$ % (para el tratamiento "riego") y $2,96 \pm 1,05$ % (para el tratamiento "no riego"). Las macetas en el tratamiento "no riego" disminuyeron la cantidad de agua similarmente a lo largo de los tres tratamientos de luz (Quero et al. 2006).

Medidas de fotosíntesis y otros rasgos relacionados

Después de 6,5 meses desde el inicio del experimento, las tasas de fotosíntesis se midieron en una hoja totalmente expandida en la parte intermedia del tallo en seis individuos distintos tomados al azar por cada especie y tratamiento de luz y agua. Las medidas se realizaron con un analizador portátil (Ciras-2, PP-Systems, United Kingdom). El aparato se ajustó para tener unas condiciones constantes de concentración de CO_2 (360 ppm), flujo ($150 \text{ cm}^3 \text{ min}^{-1}$) y temperatura de la hoja (25°C) dentro de la cámara. Se estimó la tasa de fotosíntesis a 10 intensidades luminosas en el siguiente orden: 1000, 1300, 1500, 800, 600, 400, 200, 100, 50, $0,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Cada hoja permanecía un minuto en cada nivel de intensidad lumínica, en el que se registraban la tasa de asimilación neta, la tasa de transpiración neta y la concentración intercelular de CO_2 .

Tras las medidas de fotosíntesis, se estimó el contenido de clorofila con un medidor CCM-200 (Opti-Sciences, USA). Posteriormente, las hojas se recolectaron y se midió su área (escaneando la hoja y procesando la imagen con un analizador de imágenes, Image Pro-Plus v 4.5 Media Cybernetic, Inc.). Las hojas se secaron en una estufa a 80°C durante al menos dos días y se pesaron, para determinar el área específica foliar (SLA, área/ peso seco foliar). Las hojas se molieron con N líquido en un mortero de ágata hasta obtener un polvo muy fino. Se analizó la concentración de N y C con un analizador elemental (Eurovector EA 3000, EuroVector SpA, Italia).

Los rasgos fisiológicos de cada hoja se obtuvieron ajustando los datos de asimilación de carbono en respuesta a la luz mediante el modelo de la hipérbola no rectangular de Thornley (1976):

$$A(I) = \frac{\Phi I + A_{\max} - \sqrt{(\Phi I + A_{\max})^2 - 4\theta I A_{\max}}}{2\theta} - R_d \quad (1)$$

donde A es la tasa de asimilación neta, I la intensidad de radiación, Φ la eficiencia cuántica, A_{\max} la tasa de asimilación máxima, R_d la tasa de respiración en oscuridad y θ la curvatura. Las distintas variables se estimaron usando el método de estimación no lineal de Statistica versión 6.0 (StatSoft Inc. 2004). La varianza explicada por el modelo no lineal de fotosíntesis con respecto a la intensidad luminosa fue muy alta (valores medios r^2 de $0,979 \pm 0,314$). Los datos de fotosíntesis máxima fueron recalculados asumiendo una luz incidente de $2000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (aproximadamente el valor máximo para verano en la latitud del invernadero). El punto de saturación de luz (LSP) se calculó como el valor de radiación fotosintética en el que se alcanzaba el 90 % de la tasa de fotosíntesis máxima. El punto de compensación a la luz (LCP) se calculó como la radiación luminosa donde la tasa de fotosíntesis es cero.

Análisis de datos

Se calculó el índice simplificado de plasticidad RDPI_s (del inglés, Simplified Relative Distance Plasticity Index) según Valladares et al. (2006). Para cada una de las variables en las cuatro especies de *Quercus*, los índices se obtuvieron a partir de las distancias fenotípicas estimadas para todas las combinaciones dos a dos de los factores luz y agua. El índice RDPI_s fue calculado como el valor absoluto de la diferencia entre dos valores medios para cada especie y combinación de tratamientos, dividido por la suma de estos dos valores (Valladares et al. 2006). Este índice tiene la ventaja de que los cambios en las variables expresadas en diferentes unidades y con diferentes rangos, pueden ser comparados en una escala de 0 a 1, es decir, cuando el índice

es más próximo a 1, mayor respuesta plástica de la especie para esa variable (Valladares et al. 2006). Además, ya que mide las distancias fenotípicas a lo largo de las diferentes combinaciones de tratamientos, permite obtener variación en torno a la media y por tanto comparación estadística (Valladares et al. 2006). Aunque algunos autores consideran los valores de este índice como una estima de la "plasticidad fenotípica" de la especie, hemos preferido usar en este trabajo el término "respuesta plástica" ya que, (1) las plántulas eran sometidas a una sequía estacional simulada y no aclimatadas a sequía desde el inicio del experimento, (2) no controlamos la variabilidad genética de las bellotas, aunque para cada especie, todas las semillas pertenecían a la misma población.

Las variables medidas en las plántulas se clasificaron como fisiológicas y morfológicas o estructurales (ver Tabla 2 para una descripción detallada). Algunas variables (tasa de fotosíntesis y respiración, concentración de N y C) se expresaron referidas tanto a unidad de superficie como a unidad de peso, ya que dan una diferente información. Así, los rasgos referidos a área son indicadores de la eficiencia en la captura de luz y los rasgos referidos a peso están ligados al balance económico de la hoja (Wright et al. 2004).

Las diferencias en la respuesta a la luz y al agua, entre especies y entre tipo de variables (estructurales o fisiológicas) se analizaron mediante ANOVA y el test de Tukey para las comparaciones *a posteriori*. Del mismo modo se consideró el hábito foliar como factor para evaluar las diferencias entre las dos estrategias de longevidad foliar (caducifolias vs. perennifolias). En los casos donde no hubo normalidad y homocedasticidad las variables fueron transformadas mediante sus logaritmos (Zar 1984). Todos los análisis se llevaron a cabo con el programa Statistica versión 6.0 (Statsoft Inc. 2004).

RESULTADOS

Se encontró una gran variabilidad en la respuesta plástica para los 18 rasgos foliares, entre las cuatro especies de *Quercus*, y para los tratamientos de luz (Fig. 2A) y de agua (Fig. 2B).

TABLA 2

Relación, descripción (en su caso), abreviación y unidades más frecuentes en la literatura científica de las variables estudiadas en el experimento

List, descriptions (in its case), abbreviations, and more frequents units in scientific literature of variables studied in the experiment

Variable	Descripción	Abreviaturas	Unidades
Variables fisiológicas			
Eficiencia cuántica	Moles de CO ₂ fijado por mol de fotones absorbidos	Φ	
Punto de compensación a la luz	Nivel de irradiancia al cual la tasa de fotosíntesis es balanceada con la tasa de respiración	LCP	$\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Punto de saturación a la luz	Nivel de irradiancia por encima del cual la tasa de fotosíntesis es insensible a la intensidad lumínica	LSP	$\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Tasa de asimilación de CO ₂	Tasa de fotosíntesis máxima expresada en unidades de superficie	A_{area}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Tasa de pérdida de CO ₂	Tasa de respiración expresada en unidades de superficie	R_{area}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Conductancia estomática	Conductancia de la difusión de CO ₂ y vapor de agua a través de los estomas	gs	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Tasa de asimilación de CO ₂	Tasa de fotosíntesis máxima expresada en unidades de masa	A_{peso}	$\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
Tasa de pérdida de CO ₂	Tasa de respiración expresada en unidades de masa	R_{peso}	$\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
Eficiencia en el uso del agua	Relación entre la asimilación de CO ₂ y la pérdida de vapor de agua	WUE	$\mu\text{mol CO}_2 (\text{mmol H}_2\text{O})^{-1}$
Eficiencia en el uso del nitrógeno	Relación entre la asimilación de CO ₂ y la concentración de nitrógeno	PNUE	$\mu\text{mol CO}_2 (\text{mol N})^{-1} \text{ s}^{-1}$
Relación entre la concentración interna y externa de CO ₂		Ci/Ca	
Variables estructurales			
Área foliar		Area	cm^2
Área específica foliar	Relación entre el área foliar y la biomasa foliar	SLA	$\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$
Contenido de nitrógeno expresado en unidades de masa		N_{peso}	mg g^{-1}
Contenido de carbono expresado en unidades de masa		C_{peso}	mg g^{-1}
Contenido de nitrógeno expresado en unidades de superficie		N_{area}	g m^{-2}
Contenido de carbono expresado en unidades de superficie		C_{area}	g m^{-2}
Índice de clorofila	Estima no destructiva del contenido de clorofila medida con CCM-200 (Opti-Science, USA)	Chl index	

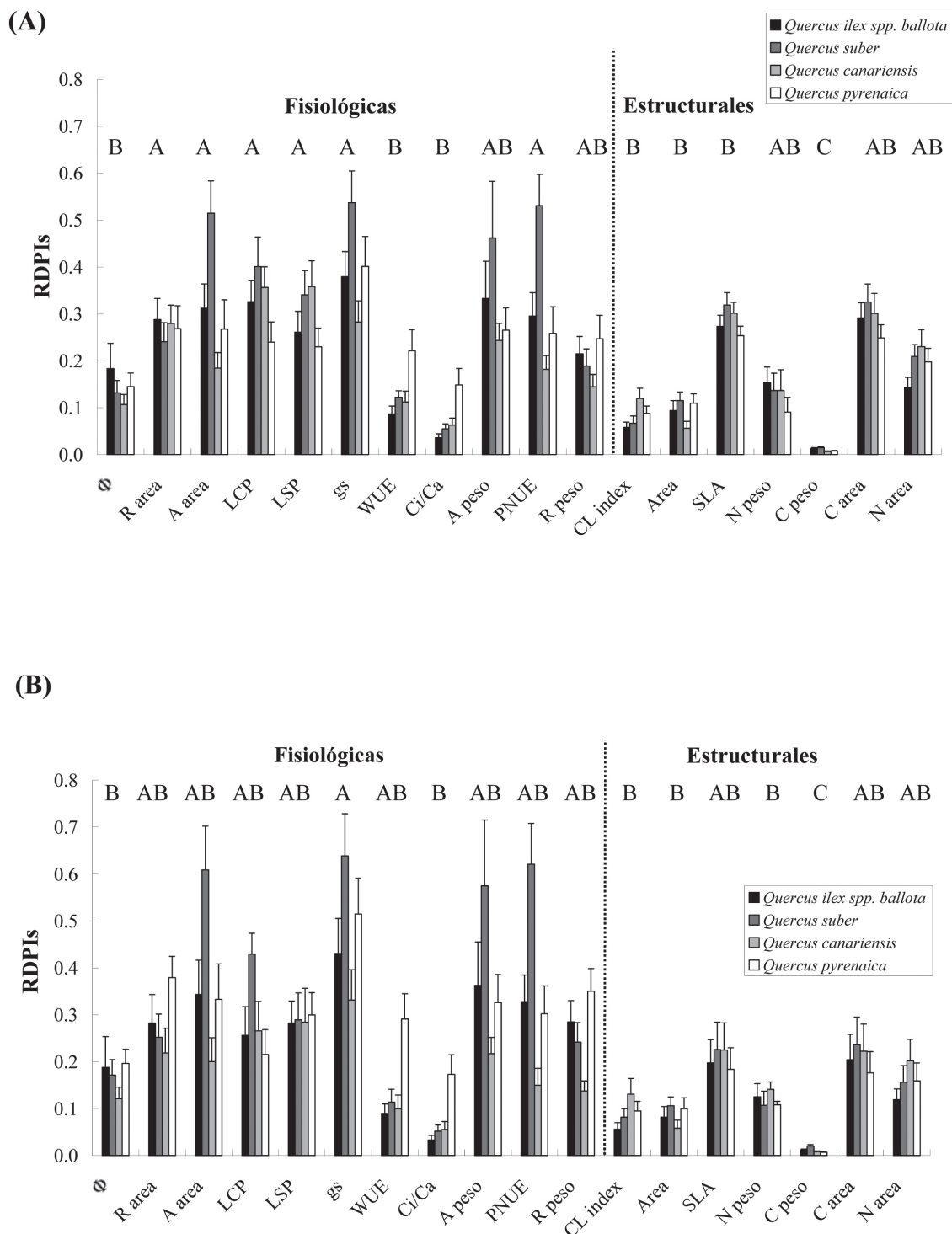


Fig. 2: Valores de $RDPI_s$ (relative distance plasticity index) para la luz (A) y el agua (B) de distintas variables fisiológicas y estructurales para las cuatro especies estudiadas. Se representan la media \pm error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos (prueba HSD de Tukey $P < 0.05$).

$RDPI_s$ (relative distance plasticity index) values to light (A) and water (B) of physiological and structural variables studied for the four *Quercus* species. Means \pm standard errors are shown. Different letters indicate significant differences among groups (HSD Tukey test $P < 0.05$).

Los cambios en la disponibilidad de luz indujeron un nivel alto de respuesta plástica para variables fisiológicas como LCP, LSP, gs, R_{area} , A_{area} y A_{peso} , con valores de $RDPI_s$ cercanos a 0,50 (Post-hoc Tukey HSD test, $P < 0,05$; Fig. 2A). En cambio, otras variables fisiológicas (Φ , WUE y C_i / C_a) presentaron valores de $RDPI_s$ a la luz más bajos (en torno a 0,15, Fig. 2A). En cuanto a las variables estructurales, algunas como SLA, C_{area} y N_{area} presentaron valores altos de respuesta ($RDPI_s$ cerca de 0,40), mientras que otras variables, como C_{peso} , \bar{A}_{area} , N_{peso} e índice de clorofila, mostraron valores bajos de respuesta plástica (cerca de 0,10) (Fig. 2A). Agrupando todas las variables independientemente de su tipo (estructurales o fisiológicas), no se encontraron diferencias significativas entre las cuatro especies de *Quercus* en cuanto a sus respuestas a la luz (factor especie: $F_{3,856} = 1,52$; $P = 0,208$; Fig. 3A). Este patrón se mantuvo tanto en las variables fisiológicas como estructurales (falta de interacción significativa de los factores especie y tipo de variable; $F_{3,856} = 0,39$; $P = 0,76$). Sin embargo, en las cuatro especies, se encontró que, pese a ser baja, la respuesta plástica de las variables fisiológicas fue mayor que las de las estructurales ($RDPI_s = 0,255 \pm 0,008$ y $RDPI_s = 0,156 \pm 0,007$ respectivamente; factor tipo de variable: $F_{1,856} = 51,5$; $P < 0,0001$).

Los cambios en la disponibilidad de agua afectaron principalmente a la respuesta plástica de variables fisiológicas como conductancia (gs) y fotosíntesis (A_{area}), con valores de $RDPI_s$ en torno a 0,50 (Fig. 2B). En contraste, la respuesta plástica de las variables estructurales fue en general muy baja, todas con $RDPI_s$ inferior a 0,25 (Fig. 2B). Agrupando las variables según el tipo, la respuesta plástica media de las variables fisiológicas ($RDPI_s = 0,280 \pm 0,011$) fue mayor que para las estructurales ($RDPI_s$ medio de $0,126 \pm 0,007$; factor tipo de variable: $F_{1,640} = 75,99$; $P < 0,0001$).

El cambio en la disponibilidad de agua indujo diferencias significativas en la respuesta plástica de las variables fisiológicas a nivel de especie de *Quercus*. En contraste, no se encontraron diferencias en la respuesta plástica de las variables estructurales (interacción marginalmente significativa de los factores especie y tipo de variable; $F_{3,640} = 2,39$, $P = 0,06$; Fig. 3B). Comparando las especies con

respecto a las variables fisiológicas, *Q. pyrenaica* y *Q. suber* fueron más plásticas, mientras que *Q. canariensis* fue la menos plástica (post-hoc Tukey test, $P < 0,05$; Fig. 3B).

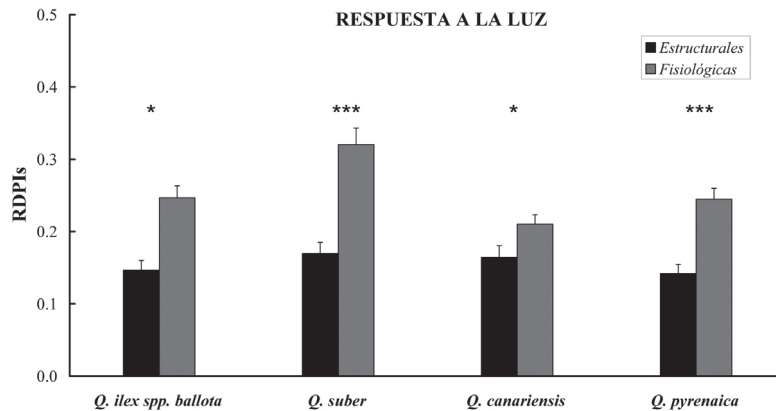
Por último, cuando se agruparon las especies según el hábito foliar no se encontraron diferencias en la respuesta plástica a la luz ($F_{1,856} = 2,22$, $P = 0,136$; factor hábito foliar) o al agua (factor hábito foliar: $F_{1,640} = 0,56$; $P = 0,453$), aunque se mantuvieron las diferencias entre las variables fisiológicas y estructurales en ambos casos ($P < 0,05$).

DISCUSIÓN

La teoría ecológica predice que una estrategia generalista está asociada a una mayor plasticidad y sería más favorable en ambientes heterogéneos que en ambientes estables (Van Tienderen 1991, Gianoli 2004). En condiciones naturales, las plántulas de las cuatro especies de *Quercus* estudiadas crecen y se desarrollan en un ambiente heterogéneo, en términos de disponibilidad hídrica y lumínica (Marañón et al. 2004). La capacidad de respuesta plástica de las plántulas a las condiciones cambiantes del medio puede actuar como un mecanismo para sobrevivir ante un ambiente variable, sobre todo en las primeras etapas del desarrollo, cruciales para el establecimiento (Harper 1977). En el presente trabajo no se han encontrado diferencias entre las cuatro especies en cuanto a la respuesta plástica al factor luz. Un resultado similar se observa en Valladares et al. (2000), donde la respuesta plástica de rasgos foliares a la luz es similar en las dos especies de *Quercus* estudiadas (*Q. ilex* y *Q. coccifera* L.). En contraste, sí hubo diferencias entre especies en la respuesta plástica al agua, pudiendo explicar en parte la distribución de las especies (Sultan 2001); en particular, la baja respuesta plástica a los cambios de agua del suelo por parte de las plántulas de la especie *Q. canariensis* explicaría en parte su distribución restringida a la zonas de mayor precipitación en el sur de España (más de 900 mm anuales, Fig. 1) y a escala de paisaje, a las vaguadas y fondos de valle (Urbieta et al. 2004, Blanco-Castro et al. 2005, Urbieta 2008).

Por otro lado, las distintas estrategias de longevidad foliar (caducifolias versus perennifolias) no presentaron diferencias en

(A)



(B)

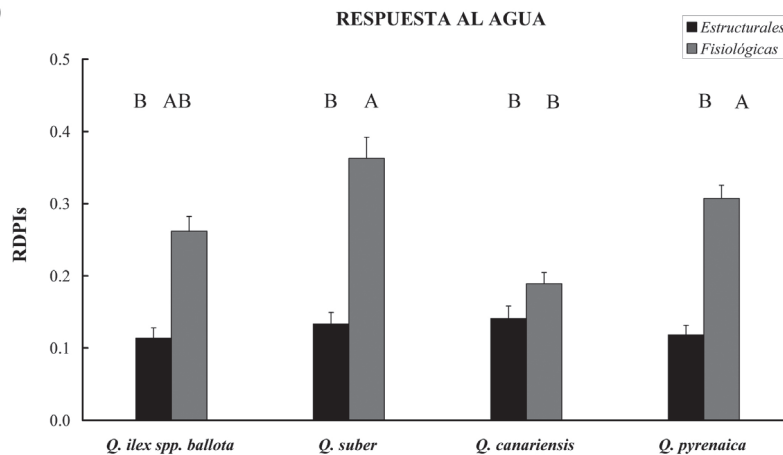


Fig. 3: Valores de RDPI_s (relative distance plasticity index) para la luz (A) y para el agua (B). Se representan la media \pm error estándar de distintas variables fisiológicas y estructurales para las cuatro especies de *Quercus* estudiadas. Los asteriscos en la parte A de la figura indican diferencias entre variables fisiológicas y estructurales dentro de cada especie (prueba HSD de Tukey: *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$). Letras en la parte B de la figura indican diferencias significativas entre grupos (prueba HSD de Tukey $P < 0,05$). La clasificación en variables fisiológicas y estructurales puede verse en la Fig. 2.

RDPI_s (relative distance plasticity index) values to light (A) and water (B). It shows means \pm standard errors of differences physiological and structural variables for the four studied *Quercus* species. Asterisks in A plate indicate differences between physiological and structural traits within species (HSD Tukey test: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$). Different letters in B plate indicate significant differences among groups (HSD Tukey test $P < 0.05$). Classification of physiological and structural variables is in Fig. 2.

cuanto a respuesta plástica a la luz o al agua. De hecho, otros estudios comparativos para otros rasgos vegetales, no han revelado diferencias consistentes entre estos dos grupos funcionales (Antúñez et al. 2001, Espelta et al. 2005, Ruiz-Robledo & Villar 2005) indicando que la generalización de estas dos estrategias debe ser tratada con precaución.

La disponibilidad de luz es un factor del medio que ha condicionado el crecimiento y expansión de las hojas de las plántulas durante el experimento, afectando tanto a las variables estructurales como fisiológicas. La respuesta plástica a la luz observada en las características estructurales incrementa la eficiencia en la captura de fotones y contribuye al aumento de

la supervivencia en sombra profunda (Valladares et al. 2002a). Esta tolerancia a la sombra puede ser importante si consideramos la mayor probabilidad que tienen las bellotas de ser dispersadas a micrositios sombreados (Gómez 2003) donde se podría maximizar el crecimiento en condiciones limitantes de luz. Ello contrasta con otros trabajos que, en relación a la respuesta plástica al agua, consideran que la tolerancia de las especies a la sequía está ligada a la canalización (i.e., bajo nivel de respuesta plástica, Valladares et al. 2002b, Vilagrosa et al. 2003), y por tanto que la sequía estival es superada manteniendo una estrategia conservativa de los recursos. En términos adaptativos, estas dos estrategias opuestas pueden ser consecuencia de fuerzas selectivas múltiples e indican que la tolerancia a niveles bajos de recursos puede ser alcanzada mediante diferentes estrategias (Sánchez-Gómez et al. 2006).

En relación a la baja respuesta plástica al agua de rasgos estructurales, las plántulas comienzan a crecer en las condiciones típicas del bosque mediterráneo bajo diferentes ambientes lumínicos, según donde han sido dispersadas las semillas, pero en general en condiciones favorables de humedad el suelo. Con la llegada del verano (con altas temperaturas y escasas lluvias), se produce un fuerte descenso en la disponibilidad de agua y las plántulas reducen su crecimiento. Por tanto, no es de esperar que se produzcan cambios estructurales inmediatos, ya que estos, a nivel foliar, solo son posibles cuando las hojas están en expansión y, si esta es reducida, se necesitarían periodos de sequía más largos que el impuesto en este experimento (2,5 meses) para apreciar una respuesta plástica a la sequía en los rasgos foliares estructurales. Por otro lado, las especies mediterráneas de *Quercus* pueden responder fisiológicamente a la falta de agua mediante la optimización de la relación fotosíntesis / transpiración y por tanto, regulando el compromiso de crecimiento frente a supervivencia observado en las comunidades de plantas mediterráneas (Zavala et al. 2000). El ambiente abiótico desfavorable en esta época del año es una de las principales causas que limitan la regeneración de las especies de *Quercus* (Pulido 2002), por tanto estos mecanismos serán de capital importancia para el destino de sus poblaciones. De este modo, el

estudio de la respuesta plástica de rasgos estructurales y fisiológicos de distintas especies a factores como la disponibilidad de agua o de luz, puede ayudar a explicar los procesos que determinan la regeneración en el bosque mediterráneo. Sin embargo, las consecuencias ecológicas de la respuesta plástica a distintos factores aun no están esclarecidas ya que, en la naturaleza, los individuos no están aislados y no responden a factores aislados (Maestre & Reynolds 2007, Valladares et al. 2007), por tanto serán necesarios futuros experimentos con combinaciones de especies leñosas frente a un conjunto de factores.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado con los proyectos HETEROMED (REN2002-04041) y DINAMED (CGL2005-05830) del MEC de España. JLQ ha disfrutado de una beca FPI-MEC (BES-2003-1716). Gracias a Fernando Valladares por sus valiosos consejos en el cálculo del índice de plasticidad. Ernesto Gianoli y tres revisores anónimos ayudaron a mejorar el manuscrito sustancialmente. Gracias a Gonzalo Quero por el apoyo logístico en este experimento. El análisis elemental de C y N fue realizado en el Servicio Centralizado de Apoyo a la Investigación de la Universidad de Córdoba (SCAI). Agradecemos la asistencia del personal técnico del invernadero de la Universidad de Córdoba (SCAI). Esta investigación forma parte de las redes de ecología forestal REDBOME (en Andalucía, <http://www.ugr.es/~redbome/>) y GLOBIMED (en España, <http://www.globimed.net/>). Una versión previa del manuscrito fue presentada en el 4º Congreso Forestal de la Sociedad Española de Ciencias Forestales, en Zaragoza, septiembre 2005.

LITERATURA CITADA

- ANTÚÑEZ I, EC RETAMOSA & R VILLAR (2001) Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* 128: 172-180.
- BALAGUER L, E MARTÍNEZ-FERRI, F VALLADARES, ME PÉREZ-CORONA, FJ BAQUEDANO, FJ CASTILLO & E MANRIQUE (2001) Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* 15: 124-135.

- CASTILLO PA & A CASTILLO (2004) Caracterización de las poblaciones de roble melojo (*Quercus pyrenaica* Willd.) en el Parque Natural de la Sierra de Cardena y Montoro. Determinación de su área potencial a través de S.I.G. Foresta 25: 46-51.
- CORCUERA L, JJ CAMARERO & E GIL-PELEGRIN (2004) Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. Trees, Structure and Function 18: 83-92.
- CORNELISSEN JHC, PC DIEZ & R HUNT (1996) Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. Journal of Ecology 84: 755-765.
- BLANCO-CASTRO E, M COSTA-TENORIO & R ESCRIBANO-BOMBIN (2005) Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Cuarta edición. Planeta, Barcelona, España. 598 pp.
- ESPELTA JM, P CORTÉS, M MANGIRÓN, J RETANA (2005) Differences in biomass partitioning, leaf nitrogen content and water use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) result in similar performance of seedlings of two Mediterranean oak species. Ecoscience 12: 447-454.
- GÓMEZ JM (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. Ecography 26: 573-584.
- GÓMEZ-APARICIO L, IM PÉREZ-RAMOS, I MENDOZA, L MATÍAS, JL QUERO, J CASTRO, R ZAMORA & T MARAÑÓN (en prensa) Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. Oikos.
- GIANOLI E (2004) Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. International Journal of Plant Sciences 165: 825-832.
- GIANOLI E, MA MOLINA-MONTENEGRO & J BECERRA (2007) Interactive effects of leaf damage light intensity and support availability on chemical defences and morphology of a twining vine. Journal of Chemical Ecology 33: 95-103.
- HARPER JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London, United Kingdom. 892 pp.
- KERR G (2004) The growth and form of ash (*Fraxinus excelsior*) in mixture with cherry (*Prunus avium*), oak (*Quercus petraea*) and *Quercus robur*, and beech (*Fagus sylvatica*). Canadian Journal of Forest Research 34: 2340-2350.
- LINCOLN RJ, GA BOXSHALL & PF CLARK (1982) A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 298 pp.
- MAESTRE FT, JL QUERO, F VALLADARES & JF REYNOLDS (2007) Individual vs. population plastic responses to elevated CO_2 , nutrient availability and heterogeneity: a microcosm experiment with co-occurring species. Plant and Soil 296: 53-64.
- MAESTRE FT & JF REYNOLDS (2007) Grassland responses to the heterogeneity and availability of two key resources. Ecology 88: 501-511.
- MARAÑÓN T, R ZAMORA, R VILLAR, MA ZAVALA, JL QUERO, I PÉREZ-RAMOS, I MENDOZA & J CASTRO (2004) Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. International Journal of Ecology and Environmental Science 30: 187-196.
- PINTADO A, F VALLADARES & LG SANCHO (1997) Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalia capitata*: Morphology, water relations and chlorophyll content in north and south facing populations. Annals of Botany 80: 345-353.
- PULIDO FJ (2002) Plant reproductive biology and conservation: the case of temperate and subtropical oak forest regeneration. Revista Chilena de Historia Natural 75: 5-15.
- QUERO JL, R VILLAR & T MARAÑÓN (2003) Crecimiento y supervivencia de *Quercus pyrenaica* Willd. y *Quercus suber* L. en diferentes micrositios: un experimento de campo en dos zonas contrastadas climáticamente. Actas del VII Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre: 600-613. Soft Congress S.L., Barcelona, España.
- QUERO JL, R VILLAR, T MARAÑÓN & R ZAMORA (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. New Phytologist 170: 819-834.
- QUERO JM (2007) Parque Natural Sierra de Cardena y Montoro 1989-2005. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Córdoba y Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, Córdoba, España. 248 pp.
- REICH PB, MB WALTERS & DS ELLSWORTH (1997) From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 94: 13730-13734.
- REICH PB, MB WALTERS & DS ELLSWORTH (1992) Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecological Monographs 62: 365-392.
- RUIZ-ROBLETO J & R VILLAR (2005) Relative growth rate and biomass allocation in ten woody species with different leaf longevity using phylogenetic independent contrasts (PICs). Plant Biology 7: 484-494.
- SÁNCHEZ-GÓMEZ D, F VALLADARES & MA ZAVALA (2006) Functional traits and plasticity underlying shade tolerance in seedlings of four Iberian forest tree species. Tree Physiology 26: 1425-1433.
- SULTAN SE (2001) Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. Ecology 82: 328-343.
- SULTAN SE, AM WILCZEK, DL BELL & G HAND (1998) Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. Oecologia 115: 564-578.
- THORNLEY JHM (1976) Mathematical models in plants physiology. Academic Press, New York, New York, USA. 318 pp.
- URBAS P & K ZOBEL (2000) Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrient and light. Acta Oecologica 21: 139-147.
- URBIETA IR, MA ZAVALA & T MARAÑÓN (2004) Distribución y abundancia de alcornoque *Quercus suber* L. y quejigo *Quercus canariensis* Willd. y su relación con factores ambientales en la provincia de Cádiz. Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural (España) 4: 183-189.
- URBIETA IR (2008) Estructura, dinámica y regeneración de los bosques mixtos de alcornoque (*Quercus suber* L.) y quejigo moruno (*Quercus canariensis* Willd.) del sur de la Península Ibérica: una

- aproximación multiescala. Tesis Doctoral, Universidad de Alcalá, Madrid, España. 120 pp.
- VALLADARES F, E GIANOLI & JM GÓMEZ (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *Tansley Review. New Phytologist* 176: 749-763.
- VALLADARES F, E MARTÍNEZ-FERRI, L BALAGUER, E PÉREZ-CORONA & E MANRIQUE (2000) Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* 148: 79-91.
- VALLADARES F, E MARTÍNEZ-FERRI, L BALAGUER, E PÉREZ-CORONA & E MANRIQUE (2002b) Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* 156: 457-467.
- VALLADARES F, D SÁNCHEZ & MA ZAVALA (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity. *Journal of Ecology* 94: 1103-1116.
- VALLADARES F, J SKILLMAN & RW PEARCY (2002a) Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89: 1275-1284.
- VALLADARES F, LG HERNÁNDEZ, I DOBARRO, C GARCÍA-PÉREZ, R SANZ & FI PUGNAIRE (2003) The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green-stemmed leguminous shrubs seedlings. *Annals of Botany* 91: 577-584.
- VAN TIENDEREN PH (1991) Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* 45: 1317-1331.
- VILAGROSA A, J BELLOT, VR VALLEJO & E GIL-PELEGÍN (2003) Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54: 2015-2024.
- VILLAR R, AA HELD & J MERINO (1995) Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant-species. *Plant Physiology* 107: 421-427.
- VILLAR R, J RUIZ-ROBLETO, JL QUERO, H POORTER, F VALLADARES & T MARAÑÓN (2004) Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares F (ed) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*: 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, España. <http://www.globimed.net/publicaciones/LibroEcoIndice.htm>
- WRIGHT IJ, PB REICH, M WESTOBY, DD ACKERLY, Z BARUCH, F BONGERS, J CAVENDER-BARES, FS CHAPIN, JHC CORNELISSEN, M DIEMER, J FLEXAS, E GARNIER, PK GROOM, J GULIAS, K HIKOSAKA, BB LAMONT, T LEE, W LEE, C LUSK, JJ MIDGLEY, ML NAVAS, Ü NIINEMETS, J OLEKSYN, N OSADA, H POORTER, P POOT, L PRIOR, VI PYANKOV, C ROUMET, SC THOMAS, MG TJOELKER, EJ VENEKLAAS & R VILLAR (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical analysis*. Second edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 736 pp.
- ZAVALA MA, JM ESPELTA & J RETANA (2000) Constraints and tradeoffs in Mediterranean plant communities: the case of holm oak (*Quercus ilex* L.) - Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.). *The Botanical Review* 66: 119-149.

Editor Asociado: Ernesto Gianoli

Recibido el 16 de octubre de 2007; aceptado el 27 de abril de 2008

